蜜蜂无政府主义蜂群的研究进展

牛德芳，郑火青，胡福良*
（浙江大学动物科学学院，杭州 310058）

摘要：西方蜜蜂 *Apis mellifera* 作为典型的社会性昆虫，最重要的特征是生殖劳动分工。蜂王垄断蜂群的生殖权利，工蜂生殖功能受到抑制，从事除产卵和交配以外的所有职能。而在无政府主义蜂群中，即使蜂王存在，也有较多工蜂的卵巢激活并产卵，蜂群中大多数雄蜂是工蜂的后代。这些特殊蜂群为正常蜂群工蜂不育机制研究提供了绝佳的反例材料。本文对无政府主义蜂群的行为特征、产生条件、遗传基础等研究进行了综述。无政府主义蜂群中有较多的工蜂产卵，且工蜂所产卵能够逃避工蜂监督，这种行为的产生受环境、遗传组成、基因表达等多种因素的影响，并且遗传结构体系复杂，参与调控的基因数量多。无政府主义蜂群行为机制的研究为工蜂不育机制的揭示及其他社会性昆虫工职不育基因的筛选和功能研究提供借鉴。

关键词：蜜蜂；无政府主义蜂群；工蜂生殖；工蜂监督；遗传基础；行为特征
中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2013)05-0561-05

Research progress in anarchistic honeybees

NIU De-Fang, ZHENG Huo-Qing, HU Fu-Liang* (College of Animal Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: As eusocial insects, the honeybees *Apis mellifera*, are characterized by the extreme reproductive division of labor. The queen monopolizes reproduction in a colony, and the workers refrain from, are coerced not to, or have lost the ability to reproduce, undertaking all the functions inside and outside of the hive except for egg laying and mating. However, in occasional "anarchistic" queenright colonies, many workers have activated ovaries and lay eggs, so the majority of drones are the offsprings of workers but not the queen. These anarchistic bees provide a superb model for investigating the mechanisms underlying the sterility in honeybee workers. In this article the characteristics, causes and genetic basis of anarchistic colonies are reviewed. Many workers lay eggs in anarchistic colonies and these eggs could escape the worker policing. The anarchistic behavior is affected by several factors, including environmental conditions, genetic constitution and gene expression. Moreover, the genetic structure system of anarchistic behavior is quite complex and many genes may be involved in the regulation. Researches on the behavioral mechanisms of anarchistic colonies will shed light on the studies of the regulation of honeybee worker sterility and the identification and characterization of the genes that control worker sterility in social insects.

Key words: Honeybee; anarchistic colony; worker reproduction; worker policing; genetic basis; behavioral characteristics

蜜蜂是具有重要经济价值和生态价值的真社会性昆虫，是神经生物学和社会性行为等研究领域新兴的模式生物(郑火青和胡福良，2009)。蜜蜂群体内具有明确而细致的劳动分工，生殖劳动分工是一个典型体现。蜂王(queen)生殖器官发育完全，在自然交尾或是人工授精后卵巢激活，专司产卵，垄断蜂群的生殖权利(Schlüns *et al.*, 2005)；雄蜂(drone)来源于蜂王所产的未受精卵，仅负责交配职能；工蜂(worker)生殖器官发育不完全，产卵受到抑制，从事除产卵和交配以外的所有职能，只有在蜂群失王或是蜂王质量下降时，部分工蜂的卵巢激活并产卵。但是在西方蜜蜂 *Apis mellifera* 的一种特殊蜂群中，即使蜂王存在，也有较多工蜂卵巢激活并产未受精的卵，蜂群中大多数雄蜂是来自工蜂

基金项目：国家自然科学基金项目(31101773)；国家蜂产业技术体系专项(CARS-45)
作者简介：牛德芳，女，1983 年生，江苏徐州人，博士研究生，主要从事蜜蜂生殖发育调控研究，E-mail：defangniu45@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail：flhu@zju.edu.cn
收稿日期 Received：2013-01-03；接受日期 Accepted：2013-04-02

的后代，这种现象被称为“无政府主义”(anarchistic)，这种蜂群被定义为“无政府主义蜂群”(anarchistic colony)(Oldroyd *et al.*, 1994; Montague and Oldroyd, 1998)。

西方蜜蜂无政府主义行为是野生型工蜂不育的反例，是研究工蜂不育机制的绝佳材料。在自然发生的无政府主义蜂群中，大量工蜂所产卵不能被有效监督清除而培育为成体雄蜂，后期，蜂群甚至被大部分的雄蜂幼虫和成体雄蜂占据，不仅消耗了大量的饲料和工蜂哺育力，并且成体雄蜂的唯一职能是交配，不从事哺育、采集等活动，致使蜂群的生产力和繁殖力下降，同时蜂群中经常出现产有工蜂卵的交替王台，扰乱蜂群稳定，需要与其他群合并才能得以维持，否则蜂群将会很快灭亡(Montague and Oldroyd, 1998; Barron *et al.*, 2001)。为了能更好地开展研究，Oldroyd 博士及其课题组成员采用人工授精技术进行保种，选育出可用于实验研究的蜂群(Oldroyd and Osborne, 1999)。关于无政府主义蜂群的大部分研究都是利用这种选育的蜂群做材料的。本文通过阅读整理无政府主义蜂群研究的相关资料，对其行为特征、产生条件、遗传基础等进行了综述，以期为工蜂不育机制的揭示及其他社会性昆虫工职不育基因的筛选和功能研究提供借鉴。

1 无政府主义蜂群的发现

无政府主义蜂群作为西方蜜蜂中一种罕见的特例，在自然界中存在的比例非常低。1987 年，澳大利亚悉尼大学从事社会昆虫遗传与行为学研究的 Oldroyd 博士首次在新西兰的一家蜂场发现无政府主义蜂群，这些蜂群在继箱无王区有超过 500 头的雄蜂幼虫；1993 – 1995 年，Oldroyd 等在澳大利亚相继发现了另外一些无政府主义蜂群，并采用遗传标记的方法对工蜂产卵现象进行了确证；1995 年，Ratnieks 在美国加利福尼亚蜂场中发现一群；1999 年，英国的一位蜂农也发现了一群(Oldroyd *et al.*, 1994; Montague and Oldroyd, 1998; Barron *et al.*, 2001)。之后没有关于无政府主义蜂群新发现的报道，直到 2012 年我们实验室首次在我国陕西延安发现 10 群西方蜜蜂具有无政府主义行为，这也是迄今为止在自然状态下发现最多的一次。

2 无政府主义蜂群的产生条件

蜂群无政府主义行为多发生在蜂群增长、需要繁殖大量雄蜂的季节，除了环境因素外，这种行为的产生必须具备两个独立的变异，即有更多的工蜂产卵、工蜂所产卵能够逃避工蜂监督。

2.1 有更多的工蜂产卵

在野生型蜂群中，大多数工蜂的卵巢受到蜂王和幼虫信息素的抑制作用而处于未激活状态(Winston and Slessor, 1998)，仅有约 1/10 000 的工蜂卵巢被完全激活，卵巢管内有成熟的卵(Ratnieks, 1993; Visscher, 1996)。但是在自然发生的无政府主义蜂群中，工蜂卵巢激活比例高，约为 1% (Montague and Oldroyd, 1998; Oldroyd *et al.*, 1999)，经人工授精选育的蜂群中产卵工蜂比例为 5% ~ 10%，甚至更高(Oldroyd and Osborne, 1999; Barron and Oldroyd, 2001)。

比较无政府主义蜂群和野生型蜂群蜂王的上颚腺信息素组成及蜂王信息素对工蜂侍从行为和卵巢抑制功能的影响，发现没有显著差异(Hoover *et al.*, 2005)，说明蜂王信息素不是影响无政府主义行为的主要因素，或者无政府主义蜂群工蜂卵巢激活的抑制需要更高水平的蜂王信息素。而且，无政府主义蜂群幼虫信息素水平的降低或有效成分的部分缺失也可能是卵巢激活的影响因素(Oldroyd *et al.*, 2001; Beekman and Oldroyd, 2003a)。

2.2 工蜂所产卵逃避监督

蜜蜂群体内存在强烈的生殖竞争，蜂王与蜂王之间的生殖冲突主要通过致死性打斗或是生殖共享来解决(Archer, 1988; 胡福良等, 2005)，而工蜂与工蜂以及工蜂与蜂王之间的生殖竞争是建立在工蜂有效监督的基础上，即部分工蜂能够识别并移除或取食其他工蜂所产卵，以达到减少冲突、保证蜂群稳定和繁衍的目的(Ratnieks and Visscher, 1989; Ratnieks and Reeve, 1992; Visscher, 1998)。

西方蜜蜂蜂群中 0.01% 的工蜂产蜂群内约 7% 的雄蜂卵，但其中仅 0.1% 培育为成体雄蜂，大部分卵被工蜂监督清除(Ratnieks, 1993; Visscher, 1996)。东方蜜蜂 *A. cerana*、小蜜蜂 *A. florae*、黄蜂 *Vespula vulgaris* 中也存在同样的工蜂监督机制(Foster and Ratnieks, 2000; Hailing *et al.*, 2001; Oldroyd *et al.*, 2001; 谢宪兵等, 2008)。观察无政府主义蜂群有王区发现，85% 以上工蜂所产卵没有被有效监督清除而培育为雄蜂幼虫，即使在继箱也有大量雄蜂幼虫(Montague and Oldroyd, 1998)，说明无政府主义蜂群的工蜂监督效率降低。有实验证实无政府主义蜂群对工蜂卵的清除能力低于野生型

蜂群（Oldroyd and Ratnieks，2000）。

无政府主义蜂群工蜂所产卵本身能够逃避工蜂监督而得以大量生存。将无政府主义工蜂卵转移到野生型蜂群中，清除速度显著降低，与蜂王所产卵的存活时间、接受率接近（Oldroyd and Ratnieks，2000；Beekman and Oldroyd，2003b）。比较无政府主义蜂群和野生型无王群产卵工蜂杜氏腺分泌物和卵表面物质的酯类含量［蜂王杜氏腺分泌的重要物质，可增加卵的接受率（Ratnieks，1995；Martin *et al.*，2002b）］，前者显著高于后者，说明无政府主义蜂群工蜂通过增加酯类物质的分泌，并将其转移到卵上达到模拟蜂王卵标记信息素的目的，从而逃避工蜂监督（Oldroyd and Ratnieks，2000）。但是这种酯类物质如何发挥作用尚不可知。

此外，野生型蜂群为了降低工蜂的生殖优势，已产卵或潜在产卵工蜂经常受到其他工蜂的攻击，并且出现工蜂伪蜂王现象，即产卵工蜂周围形成类蜂王侍卫圈，且不从事劳动职能（Visscher and Dukas，1995）。虽然无政府主义蜂群中没有观察到类似现象（Dampney *et al.*，2004），但不能排除这种逃避工蜂监督机制的存在。

3 无政府主义蜂群的遗传基础

蜜蜂无政府主义行为受到蜂王基因型、工蜂亚家系组成以及基因表达等诸多因素的综合影响。无政府主义蜂群具有高度的可遗传性，通过人工选育能够获得遗传性状稳定的蜂群。Oldroyd 等利用自然无政府主义蜂群的后代处女王与这种蜂群工蜂所产雄蜂进行人工授精，连续培育两代，获得的所有蜂群都具有无政府主义行为特征，且产卵工蜂比例增加；与无政府主义工蜂和野生型无王群工蜂所产的雄蜂精液各 50% 进行人工授精培育的蜂王，仅有一群的后代工蜂产卵并被培育为成体雄蜂，大多数蜂群的后代工蜂不产卵或所产卵不被培育（Oldroyd and Osborne，1999；Barron and Oldroyd，2001）。

工蜂卵巢激活潜力与其亚家系组成密切相关。在野生型无王群中，一些亚家系工蜂的卵巢更易于激活，具有更高的卵巢激活比例和自私产卵行为（Oldroyd *et al.*，1994；Montague and Oldroyd，1998；Chaline *et al.*，2002）。无政府主义蜂群工蜂产卵行为也多数发生在单一亚家系，研究两个无政府主义蜂群工蜂所产雄蜂后代的父系组成发现，第 1 群 49 头雄蜂中的 48 头来自同一亚家系；第 2 群检测的 148 头雄蜂中 83% ~92% 的雄蜂来自同一亚家系（Oldroyd *et al.*，1994；Montague and Oldroyd，1998）。以上结果说明，无政府主义行为具有遗传基础，但遗传结构体系复杂，可能不止一个位点参与了这种行为的调控。

遗传物质对行为表型的影响在本质上是基因差异表达的结果。为了了解无政府主义行为的分子调控机制，Thompson 等（2008）比较了野生型不育工蜂和无政府主义产卵工蜂脑部、腹部的基因表达文库，获得 725 个差异表达基因，其中腹部和脑部分别有 316 个和 409 个差异表达基因。野生型不育工蜂上调 2 个未知基因和 1 个果蝇 CG6004 的直系同源基因表达；无政府主义产卵工蜂上调卵黄蛋白原、蜂毒肽、AdoHycase 超家族成员蛋白基因表达（Thompson *et al.*，2006，2008）。虽然还没有进一步的实验证实，但这些差异表达基因可能是通过形成工蜂生殖相关的基因调控网络参与调控蜜蜂级型间的卵巢激活或是生殖功能抑制。

4 结语和展望

蜜蜂以群体为单位存在于自然生态系统中，丰富的社会性行为、细致的劳动分工、高度的凝聚力和有效的整体运作使其成为和谐社会的楷模。劳动分工是蜂学领域研究的热点，而生殖劳动分工又是蜜蜂劳动分工的典型体现。蜂群内由二倍体受精卵发育而来的工蜂与工蜂之间以及工蜂与蜂王之间存在雄性生殖冲突，而蜂群为了维系自身的稳定和繁衍，保证蜂王生殖的垄断地位，工蜂之间建立了有效的监督机制，限制工蜂自私产卵行为（Hamilton，1964；Ratnieks，1993；Visscher，1996）。但并非所有蜂群都有如此稳定的生殖劳动分工体系，在海角蜂 *A. m. capensis* 和无政府主义蜂群中存在蜂王和工蜂共生殖现象。仅发生于南非南端海角区域的海角蜂工蜂通过产雌孤雌生殖产下发育为工蜂或蜂王的二倍体卵（减数第一次分裂过程中两个细胞核融合），是海角蜂亚种的内在特征（Martin *et al.*，2002a）。无政府主义蜂群产卵工蜂是野生型工蜂不育的反例，为研究蜜蜂生殖冲突及工蜂不育机制提供了非常难得的材料，也为了解社会性昆虫的基本特性以及调控社会性昆虫工职不育基因的筛选和基因功能研究提供了借鉴，甚至对蜜蜂生殖和社会性行为的进化研究有着重要意义。

无政府主义蜂群发现至今，Oldroyd 等（1999，

2001）及 Oldroyd 和 Ratnieks（2000）在人工选育保种的基础上对其产生条件、行为特征、遗传基础等进行了研究，Thompson 等（2008）在分子水平上对可能参与的基因进行了筛选，结果发现蜂群无政府主义行为的产生受环境、遗传、基因表达等多种因素的影响，并且遗传结构体系复杂，参与调控的基因数量多。卵巢作为蜜蜂生殖系统的重要组成单位，在蜜蜂行为功能中起着重要作用，也是生殖潜力的重要标志，研究影响蜜蜂卵巢激活的相关因素和比较筛选无政府主义蜂群与野生型蜂群工蜂未激活和激活卵巢的差异表达基因，有助于揭示蜜蜂卵巢发育和生殖劳动分工的分子调控机制。

蜂群无政府主义行为是对工蜂监督的有效反击，是利己主义遗传成分研究的社会模型（Werren and Beukeboom，1993）。无政府主义蜂群遗传性状复杂，蜂群正常生殖状态的突破，需要几个甚至更多遗传结构的改变，工蜂个体生殖利益的获得也被蜂群消极的适应性所抵消，最终导致蜂群扩散受到限制，自然存在比例低。目前仅在新西兰、澳大利亚、美国和英国等国家有报道，2012 年在国内也发现了这种蜂群的存在，但在其他国家和地区的存在情况以及蜂群的产生是否具有地域性和季节性差异尚不明确。此外，已有的报道都发生在西方蜜蜂中，其他蜂种特别是我国特有蜂种——中华蜜蜂 *A. c. cerana* 中是否存在也值得关注和研究。

参考文献（References）

Archer J, 1988. The Behavior Biology of Aggression. Cambridge University Press, Cambridge.

Barron AB, Oldroyd BP, 2001. Social regulation of ovary activation in 'anarchistic' honeybees (*Apis mellifera*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 49: 214 – 219.

Barron AB, Oldroyd BP, Ratnieks FLW, 2001. Worker reproduction in honey-bees (*Apis*) and the anarchic syndrome: a review. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 50(3): 199 – 208.

Beekman M, Oldroyd BP, 2003a. Effects of cross-feeding anarchistic and wildtype honey bees: anarchistic workers are not queen-like. *Naturwissenschaften*, 90: 189 – 192.

Beekman M, Oldroyd BP, 2003b. Different policing rates of eggs laid by queenright and queenless anarchistic honey-bee workers (*Apis mellifera* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 54: 480 – 484.

Chaline N, Ratnieks F, Burke T, 2002. Anarchy in the UK: detailed genetic analysis of worker reproduction in a naturally occurring British anarchistic honeybee, *Apis mellifera*, colony using DNA microsatellites. *Mol. Ecol.*, 11(9): 1795 – 1803.

Dampney JR, Barron AB, Oldroyd BP, 2004. Measuring the cost of worker reproduction in honeybees: work tempo in an 'anarchic' line. *Apidologie*, 35: 83 – 88.

Foster KR, Ratnieks FLW, 2000. Social insects: facultative worker policing in a wasp. *Nature*, 407: 692 – 693.

Hailing LA, Oldroyd BP, Wattanachaiyingcharoen W, Barron AB, Nanork P, Wongsiri S, 2001. Worker policing in the bee *Apis florae*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 49(6): 509 – 513.

Hamilton WD, 1964. The genetical evolution of social behaviour. II. *J. Theor. Biol.*, 7: 17 – 52.

Hoover SER, Mark L, Oldroyd BP, 2005. Retinue attraction and ovary activation: responses of wild type and anarchistic honey bees (*Apis mellifera*) to queen and brood pheromones. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 59(2): 278 – 284.

Hu FL, Jin SH, Zheng HQ, Zhu W, Jiang QQ, Fu LJ, Hepburn R, 2005. Technique for organizing multi-queen colony of *Apis mellifera ligustica*, with observations on the rate of egg production of queens. *Acta Entomol. Sin.*, 48(3): 465 – 468. [胡福良，金水华，郑火青，朱威，姜全清，符林杰，Hepburn R，2005. 意大利蜂多王群的组建及蜂王产卵力的观察. 昆虫学报，48(3)：465 – 468]

Martin SJ, Beekman M, Wossler TC, Ratnieks FL, 2002a. Parasitic Cape honeybee workers, *Apis mellifera capensis*, evade policing. *Nature*, 415(6868): 163 – 165.

Martin SJ, Jones GR, Chaline N, Middleton H, Ratnieks FLW, 2002b. Reassessing the role of the honeybee (*Apis mellifera*) Dufour's glands in egg marking. *Naturwissenschaften*, 89: 528 – 532.

Montague CE, Oldroyd BP, 1998. The evolution of worker sterility in honey bees: an investigation into a behavioral mutant causing failure of worker policing. *Evolution*, 52: 1408 – 1415.

Oldroyd BP, Halling LA, Good G, Wattanachaiyingcharoen W, Barron AB, Nanork P, Wongsiri S, 2001. Worker policing and worker reproduction in *Apis cerana*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 50(4): 371 – 377.

Oldroyd BP, Halling LA, Rinderer TE, 1999. Development and behaviour of anarchistic honey bees. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266: 1875 – 1878.

Oldroyd BP, Osborne KE, 1999. The evolution of worker sterility in honeybees: the genetic basis of failure of worker policing. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266: 1335 – 1339.

Oldroyd BP, Ratnieks FLW, 2000. Evolution of worker sterility in honey bees: how anarchistic workers evade worker policing by laying eggs that have low removal rates. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 47: 268 – 273.

Oldroyd BP, Smolenski AJ, Cornuet JM, Crozler RH, 1994. Anarchy in the beehive. *Nature*, 371: 749.

Ratnieks FLW, 1993. Egg-laying, egg-removal, and ovary development by workers in queenright honey bee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 32: 191 – 198.

Ratnieks FLW, 1995. Evidence for a queen-produced egg-marking pheromone and its use in worker policing in the honey bee. *J. Apic. Res.*, 34: 31 – 37.

Ratnieks FLW, Reeve HK, 1992. Conflict in single-queen hymenopteran societies: the structure of conflict and processes that reduce conflict in advanced eusocial species. *J. Theor. Biol.*, 158: 33 – 65.

Ratnieks FLW, Visscher PK, 1989. Worker policing in the honeybee. *Nature*, 342: 796 – 797.

Schlüns H, Moritz RFA, Neumann P, Kryger P, Koeniger G, 2005. Multiple nuptial flights, sperm transfer and the evolution of extreme polyandry in honeybee queens. *Anim. Behav.*, 70(1): 125 – 131.

Thompson GJ, Kucharski R, Maleszka R, Oldroyd BP, 2006. Towards a molecular definition of worker sterility: differential gene expression and reproductive plasticity in honey bees. *Insect Mol. Biol.*, 15(5): 537 – 644.

Thompson GJ, Kucharski R, Maleszka R, Oldroyd BP, 2008. Genome-wide analysis of genes related to ovary activation in worker honey bees. *Insect Mol. Biol.*, 17(6): 657 – 665.

Visscher PK, 1996. Reproductive conflict in honey bees: a stalemate of worker egg-laying and policing. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 39: 237 – 244.

Visscher PK, 1998. Colony integration and reproductive conflict in honey bees. *Apidologie*, 29: 23 – 45.

Visscher PK, Dukas R, 1995. Honey bees recognise development of nestmates' ovaries. *Anim. Behav.*, 49: 542 – 544.

Werren JH, Beukeboom LW, 1993. Population genetics of a parasitic chromosome: theoretical analysis of PSR in subdivided populations. *Am. Nat.*, 142: 224 – 241.

Winston ML, Slessor KN, 1998. Honey bee primer pheromones and colony organization: gaps in our knowledge. *Apidologie*, 29: 81 – 95.

Xie XB, Su SK, Zheng YL, Wu XB, Zeng ZJ, 2008. Study on the worker policing in *Apis cerana cerana* based on microsatellite DNA. *Sci. Agric. Sin.*, 41(6): 1816 – 1821. [谢宪兵, 苏松坤, 郑云林, 吴小波, 曾志将, 2008. 应用微卫星 DNA 技术研究中华蜜蜂群内工蜂监督效果. 中国农业科学, 41(6): 1816 – 1821]

Zheng HQ, Hu FL, 2009. Honeybee: a newly emerged model organism. *Acta Entomol. Sin.*, 52(2): 210 – 215. [郑火青, 胡福良, 2009. 蜜蜂——新兴的模式生物. 昆虫学报, 52(2): 210 – 215]

（责任编辑：袁德成）